

SINCRONIA DE FLORAÇÃO ENTRE *LANTANA CAMARA* L. (VERBENACEAE) E
PSITTACANTHUS CALYCULATUS (DC.) G. DON (LORANTHACEAE) OCORRENTES
NAS DUNAS DE LA MANCHA, VERACRUZ, MEXICO

MARILUZA GRANJA BARROS

Herbário, Departamento de Botânica-IB
Universidade de Brasília
Caixa Postal 04457
70910-900 Brasília, DF. Brasil

VICTOR RICO-GRAY

E

CECILIA DÍAZ-CASTELAZO

Departamento de Ecología Vegetal
Instituto de Ecología, A.C.
Apartado postal 63
91070 Xalapa, Veracruz, México

RESUMO

Lantana camara L. e *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don, ocorrem simpatricamente e florescem em sincronia em La Mancha, Veracruz, México. Foram investigadas as estratégias florais (morfologia, coloração, recompensas) de cada espécie e o comportamento dos visitantes florais para se avaliar até que ponto a sincronia de floração interfere na eficiência de polinização. *L. camara* é uma espécie arbustiva, freqüente, ocorre formando densas touceiras, floresce praticamente durante o ano todo e apresenta vistosas inflorescências corimbosas. *P. calyculatus* é uma espécie hemiparasita, lenhosa, floresce de julho a novembro com densas inflorescências conspícuas. Ambas as espécies têm flores produtoras de néctar, tubulosas, de cor amarelo-alaranjada ao desabrochar, mudando para o vermelho-alaranjado no segundo dia. Devido à maior freqüência às flores de *L. camara* e à eficiência na coleta de pólen, os lepidópteros *Agraulis vanillae*, *Anartia fatima*, *A. jatrophea* e *Junonia* sp. foram considerados polinizadores primários enquanto que os beija-flores *Amazilia yucatanensis*, *A. tzacatl* foram considerados polinizadores primários de *P. calyculatus*. Doze espécies de lepidópteros visitaram indistintamente *L. camara* e *P. calyculatus*, tendo sido denominados polinizadores secundários. Com relação aos sistemas reprodutivos, os testes demonstraram que *L. camara* e *P. calyculatus* são xenogâmicas e auto-incompatíveis. Os dados obtidos, sobre a floração convergente, a similaridade na coloração floral e a síndrome de polinização de *L. camara* e *P. calyculatus*, sugerem que essas espécies estão envolvidas em um tipo de associação floral, no qual as duas beneficiam-se igualmente.

Palavras-chave: biologia da reprodução, fenologia floral, simpatria.

RESUMEN

Lantana camara L. y *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don conviven simpátricamente y florecen al mismo tiempo en La Mancha, Veracruz, México. Se investigaron las estrategias de las flores (morfología, coloración, recompensas) de cada una de estas plantas y el comportamiento de los visitantes, para evaluar si la sincronía de la antesis interfiere en la eficiencia de la polinización. *L. camara* es una especie arbustiva, frecuente, encontrada espontáneamente en densos grupos; florece prácticamente durante todo el año y presenta bellas inflorescencias corimbosas. *P. calyculatus* es una planta hemi-parásita, leñosa, generalista, cuyas flores abren de julio a noviembre y sus triadas se agrupan en tirso. Ambas especies tienen corolas tubulares, de color amarillo-anaranjado en antesis, cambiando a rojo-anaranjado al segundo día y producen néctar. Debido a su mayor frecuencia y eficiencia en la colecta del polen, los lepidópteros *Agraulis vanillae*, *Anartia fatima*, *A. jatrophea* y *Junonia* sp., fueron considerados polinizadores primarios de las flores de *L. camara*. Mientras que los colibríes *Amazilia yucatensis* y *A. tzacatl* se definieron en el mismo papel para *P. calyculatus*. Doce especies de lepidópteros que visitaron ambas especies se conceptuaron como polinizadores secundarios. Con relación a los sistemas reproductivos, las observaciones mostraron que *L. camara* y *P. calyculatus* son xenogámicas y auto-incompatibles. De acuerdo con los datos obtenidos sobre la floración convergente, la similitud en la coloración floral y el síndrome de polinización de *Lantana camara* y *Psittacanthus calyculatus*, se sugiere que esas especies están involucradas en un tipo de asociación floral en el cual las dos se benefician igualmente.

Palabras clave: biología de la reproducción, fenología floral, simpatría.

ABSTRACT

Lantana camara L. and *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don occur sympatrically and flower synchronously at La Mancha, Veracruz, Mexico. Floral strategies as morphology, colour and rewards, as well as visitors behaviour, were investigated to evaluate if floral synchrony influences pollination efficiency. *L. camara* is a common shrub, which occurs in clumps, flowers throughout the year, and displays showy corymbose inflorescences. *P. calyculatus* is a woody hemiparasite, with conspicuous inflorescences, that flowers from July to November. Both species are nectar producers, have flowers with tubular corollas, which are yellow-orange at anthesis, turning to reddish-yellow when fading. Because of their frequency and the ability to contact the sexual organs, as main (primary) pollinators of *L. camara* are considered the lepidopteran *Agraulis vanillae*, *Anartia fatima*, *A. jatrophea* and *Junonia* sp.; whereas the hummingbirds *Amazilia yucatensis* and *A. tzacatl*, are suggested as primary pollinators of *P. calyculatus*. Twelve species of lepidopterans which visited flowers of both species were considered as secondary pollinators. Breeding systems tests revealed that *L. camara* and *P. calyculatus* are xenogamous and self-incompatible. Data from floral convergence, floral colour similarities and pollination syndromes suggest that these species are involved in a floral association in which both have equal benefit.

Key words: reproductive biology, floral phenology, sympathy.

INTRODUÇÃO

Os estudos que investigam as interações existentes entre as plantas e os animais são de grande importância para o entendimento das estratégias de co-evolução desenvolvidas entre os dois grupos. Nos trópicos, os estudos sobre a ocorrência de espécies vegetais

simpátricas com floração convergente têm se reportado a congenéricos como em *Heliconia* (Stiles, 1975), *Costus* (Schemske, 1981), *Dalechampia* (Armbruster y Herzig, 1984), *Aphelandra* (Mc Dade, 1984), *Styrax* (Saraiva et al., 1988), *Angelonia* (Vogel y Machado, 1991), *Vochysia* (Oliveira y Gibbs, 1994), *Byrsonima*, *Diplusodon* e *Erythroxylum* (Barros, 1992, 1996, 1998). Entretanto, pouco tem sido documentado sobre as relações de simpatria e a ecologia da polinização entre gêneros de famílias diferentes que apresentam similaridade na morfologia floral e florescem sincronicamente. No Brasil, os estudos de Noronha y Gottsberger (1980) com *Aspilia floribunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae), e os de Yanagizawa y Gottsberger (1983) com *Distictella elongata* (Bignoniaceae) e *Crotalaria anagyroides* (Fabaceae) foram os únicos encontrados nesta linha de pesquisa.

Para este estudo, foram selecionadas *Lantana camara* L. (Verbenaceae), uma espécie arbustiva e *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don (Loranthaceae), uma espécie lenhosa hemiparasita, que ocorrem simpaticamente nas dunas de La Mancha, Veracruz, México, florescem simultaneamente e são frequentemente visitadas pelos mesmos vetores de polinização. Este trabalho tem por objetivos: comparar as estratégias florais e a ecologia de polinização dessas duas espécies para entender como a sincronia de floração interage na eficiência de polinização de ambas. Esta pesquisa é pioneira na investigação da sincronia de floração em *L. camara* e *P. calyculatus*.

METODOLOGIA

O trabalho de campo desenvolveu-se de setembro a dezembro de 1996, no Centro de Investigaciones Costeras de La Mancha (CICOLMA), Veracruz, México (96°22'W, 19°36'N; altitude < 110 m, de acordo com Garcia-Franco y Rico-Gray, 1995). A Reserva possuiu cerca de 70 ha, com precipitação média de 1100 a 1300 mm/ano, temperatura média de 26° a 28°C, com a mínima de 10°C e a máxima de 38°C (segundo Moreno-Casasola, 1982). A vegetação é formada por comunidades distintas, composta por florestas tropicais decíduas, florestas tropicais secas, dunas costeiras, lagoas e pântanos (Rico-Gray y Lot, 1983; Fragoso et al., 1994), que interagem formando um mosaico dinâmico (Moreno-Casasola et al., 1982, Kellman y Roulet, 1990, apud Ortiz-Pulido et al., 1995). As diferentes fitofisionomias favorecem à diversidade florística, tendo sido documentadas 313 espécies incluindo dados de herbário (Guerrero, 1984). As dunas de La Mancha são estáveis com *matorrales* (vegetação agregada), têm rica diversidade florística como documentado por Moreno-Casasola et al. (1982).

P. calyculatus e *L. camara* apresentaram alto índice de frequência nas dunas de la Mancha, sendo que *P. calyculatus* ocorre abundantemente em plantas da família Leguminosae. A área de estudo compreendeu cerca de 1.5 km das dunas com vegetação lenhosa, principalmente arbórea e arbustiva. Foram observados na área de estudo, cerca de 90 indíviduos (manchas, touceiras) de cada espécie. Foram registrados dados em herbários (MEXU, UB, XAL), sobre a época de floração e frutificação das duas espécies, para posterior comparação com aqueles obtidos no campo.

Lantana camara é uma espécie arbustiva originária da América tropical, sendo encontrada espontaneamente em áreas subtropicais, sua floração ocorre praticamente durante o ano todo e a frutificação também é contínua (Castillo y Carabias, 1982).

Psittacanthus calyculatus é uma espécie hemiparasita, lenhosa, encontrada nos trópicos, ocorre em hospedeiros arbóreos e segundo García-Franco et al. (1995), é generalista, sendo documentada associada a várias espécies distintas. De acordo com Castillo y Carabias (1982), sua frutificação é irregular durante o período chuvoso.

Para este estudo foram marcados quatro indivíduos hospedeiros de *P. calyculatus*, sendo três de *Diphysa robinioides* e um de *Acacia macracantha*, todos da família Leguminosae. O número exato dos plantas de *P. calyculatus* estabelecido em cada hospedeiro tornou-se difícil de precisar, devido ao emaranhado de ramos e subdivisões dos mesmos. Por isso, o “conjuntos de ramos” em cada hospedeiro foi considerado como um indivíduo. Sendo delimitado da seguinte maneira: *Diphysa robinioides* nº 1, com quatro indivíduos de *P. calyculatus*, nº 2, com cinco indivíduos e nº 3, com cinco indivíduos; em *Acacia macracantha* foram marcados três indivíduos de *P. calyculatus*. Para a marcação dos indivíduos de *L. camara*, foram usados aqueles que circundavam os hospedeiros de *P. calyculatus*. Os espécimes de *L. camara* apresentam-se fortemente esgalhados com ramos entrelaçados, formando touceiras (manchas de vegetação) bem delimitadas. Este hábito de crescimento dificultou a acuridez da contagem, de modo que cada touceira foi considerada como um indivíduo, (oito no total), sendo que cada um tinha cerca de 1.2 m de circunferência.

Exemplo de marcação dos indivíduos:

| | <i>Diphysa robinioides</i> | | | <i>Acacia macracantha</i> | Total |
|-----------------------|----------------------------|---|---|---------------------------|-------|
| Indivíduos | 1 | 2 | 3 | | |
| <i>P. calyculatus</i> | 4 | 5 | 5 | 3 | 17 |
| <i>L. camara</i> | 1 | 3 | 2 | 2 | 8 |

Foram anotados dados de campo referentes a fenologia da floração e frutificação das duas espécies, número de flores/inflorescência, assim como, sobre as estratégias das flores, incluindo: arquitetura floral, duração da flor, horário de antese, concentração de sacarose (usando-se refractômetro de bolso - Bellingham & Stanley). Para a contagem das flores por inflorescência, foram selecionadas ao acaso 5 inflorescências de cada espécie (Tabela 1). Para a documentação da duração das flores e antese, foram etiquetados cerca de 10 botões florais de cada espécie, tendo sido acompanhado o desabrochamento (antese) de cada flor até a senescência. Para a medição da concentração de sacarose e quantidade de néctar, foram ensacados dez botões florais de cada espécie, escolhidos aleatoriamente. A medição foi feita nos dias 25 e 26 de setembro, das 9h00 às 11h00. Algumas flores das duas espécies foram coletadas e conservadas em álcool a 70%, para a análise das peças florais no laboratório (Tabela 2, Pranchas 1 e 2). Foi registrado o comportamento dos visitantes florais, incluindo horário de visita, permanência na flor, possibilidade de contato com os órgãos reprodutivos das flores, habilidade na coleta do néctar e eficiência na retirada do pólen. Foram considerados polinizadores primários, os visitantes mais freqüentes que foram observados contactando os verticilos reprodutivos e que apresentavam grande carreamento de polén no corpo. Foram considerados polinizadores secundários aqueles

menos freqüentes, porém que também contactavam os verticilos reprodutivos e carreavam alguma quantidade de polén. A freqüência foi estipulada pelo número de visitas, por minuto. Quando possível, os visitantes florais foram capturados, para posterior identificação (Tabela 3, Prancha 3). Para avaliar os sistemas reprodutivos, foram feitos três testes de polinização artificial para a observação da formação de frutos: 1) autopolinização induzida - flores foram ensacadas em pré-antese, polinizadas (com o próprio pólen) durante a antese e reensacadas; 2) autopolinização automática - flores foram só ensacadas em pré-antese; e 3) polinização natural (controle) - flores foram só etiquetadas (Tabela 4). Algumas flores pós-polinizadas, foram coletadas para posterior observação ao microscópio de fluorescência, usando-se a técnica de Martin (1959). As outras espécies que estavam em floração simultânea, foram anotadas para comparações fenológicas posteriores.

RESULTADOS

Fenologia de floração

De acordo com os dados de herbário, foi constatado que no México *Lantana camara* floresce de janeiro a dezembro coincidindo com sua floração no Brasil (UB), e *Psittacanthus calyculatus* de julho a novembro. Durante o período em que foi acompanhada a fenologia de floração de *L. camara* e *P. calyculatus*, foi constatado que as duas espécies floresceram abundantemente, sendo que em setembro a floração de ambas foi intensa, começando a declinar a partir da primeira semana de outubro. Com relação à convergência floral de *L. camara* e *P. calyculatus* sugere-se que esta deve incrementar a taxa de visitação, devido ao número de flores por inflorescência (Tabela 1).

Tabela 1. Comparação do número de flores por inflorescência (n = 5).

| Inflorescências | Setembro 25 | | | | | | Outubro 15 | | | | | |
|-----------------------|-------------|----|----|----|----|-------|------------|----|----|----|----|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | Total | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | Total |
| <i>L. camara</i> | 38 | 40 | 32 | 36 | 37 | 183 | 28 | 27 | 27 | 26 | 27 | 135 |
| <i>P. calyculatus</i> | 55 | 56 | 42 | 40 | 43 | 236 | 22 | 23 | 26 | 25 | 30 | 126 |

Morfologia floral

Os dados comparativos da morfologia floral de *L. camara* e *P. calyculatus* demonstram algumas similaridades existentes entre as duas espécies, com relação à sincronia floral, coloração das flores, produção de néctar, horário da antese e duração da flor (Tabela 2). Em *L. camara*, as flores recém-abertas são amarelo-forte, desabrocham do raio para o centro (centrípeta) a partir das 6h30, exsudam néctar e no segundo dia, tornam-se vermelho-alaranjadas, sem néctar. A corola é tubular-estreita, os estames são inclusos,

adnados à corola; o ovário contém um ou dois óvulos e o estigma é globoso (Prancha 1). Em *P. calyculatus*, as flores desabrocham com uma coloração amarelo-alaranjada, contrastando com vermelho-alaranjado dos verticilos reprodutivos, sendo que a coloração fica mais forte a partir do segundo dia. As flores recém-abertas (7h00), exsudam néctar e as do segundo dia têm néctar com concentração mais alta de sacarose. A corola simula uma forma tubular (aparentemente as pétalas são soldadas na base); os estames são epipétalos, originam-se na porção mediana do tubo corolíneo e junto com esse oferecem um "campo de pouso" para os visitantes; o ovário se apresenta com a base imersa em uma glândula nectarífera e o estilete é reto (Prancha 2). A mudança de coloração nas flores do segundo dia de *L. camara* e *P. calyculatus*, tornando-se mais escuras, foi interpretada como uma estratégia de atração para os polinizadores, devido ao fato de que as inflorescências seriam visualizadas mais facilmente, oferecendo melhor orientação aos mesmos.

Tabela 2. Comparação das estratégias florais de *Lantana camara* e *Psittacanthus calyculatus* (n = 12).

| Estratégias florais | <i>Lantana camara</i> | <i>Psittacanthus calyculatus</i> |
|-------------------------------------|-----------------------|----------------------------------|
| Inflorescência | corimbosa | tirso com flores em tríades |
| Número de flores por inflorescência | 26 a 40 | 22 a 56 |
| Concentração de sacarose (néctar) | *28% (n = 10) | *30%, **32% (n = 5) |
| Quantidade (néctar) | 0.4 μ l | 1.8 μ l |
| Horário de antese | 6h30 até às 15h00 | 7h00 às 16h00 |
| Viabilidade da flor | 1 dia | 1 dia |
| Duração da flor | 2 dias | 2 dias |

*flores do primeiro dia, **flores do segundo dia

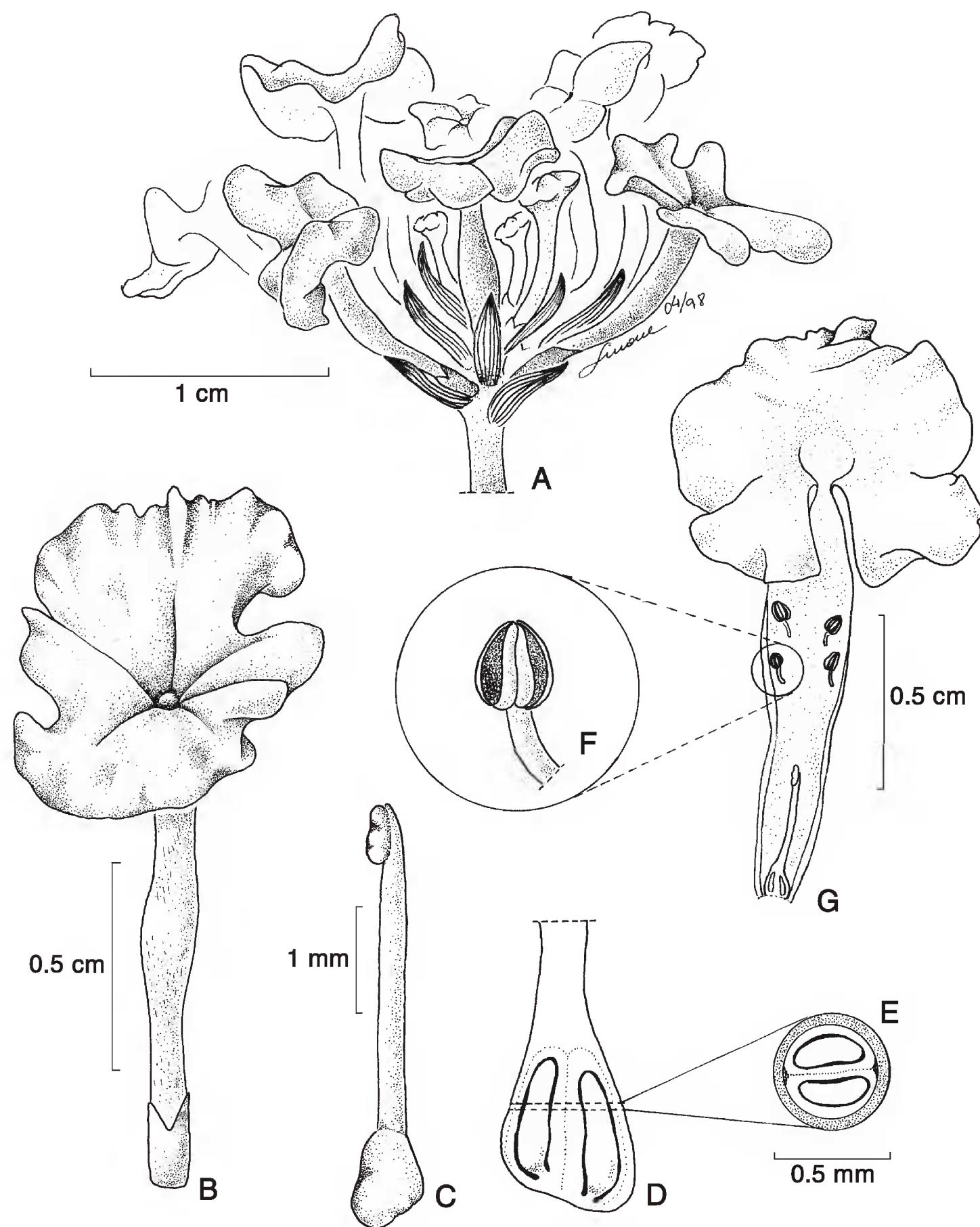
Vetores de polinização

As flores de *L. camara* e *P. calyculatus*, foram visitadas conjuntamente por 13 espécies de lepidópteros e por quatro de himenópteros. Destes as abelhas *Trigona* sp., *Augochloropsis* sp., *Apis mellifera* e *Trigonisca* sp. foram consideradas pilhadoras de pólen devido ao fato de não terem sido observadas efetuando a polinização. Os lepidópteros *Agraulis vanillae* (Prancha 3), *Anartia fatima*, *A. jatrophea* e *Junonia* sp. foram considerados polinizadores primários de *L. camara*, devido à maior freqüência às flores e à eficiência na coleta de pólen, enquanto que os beija-flores *Amazilia yucatanensis* e *A. tzacatl* foram considerados polinizadores primários de *P. calyculatus*. *Cynanthus latirostris* (Trochilidae) também visitou as flores de *P. calyculatus*, porém que foi considerado pilhador, por não ter sido observado contatando os órgãos sexuais de *P. calyculatus*. Os polinizadores efetivos e ocasionais das duas espécies estão listados na Tabela 3. A arquitetura da inflorescência de *L. camara* parece corresponder à arquitetura de uma flor de *P. calyculatus*. Isto é, ambas oferecem similar campo de pouso aos lepidópteros. O fato de que as duas espécies apresentam peças florais com tamanhos diferentes, possivelmente não

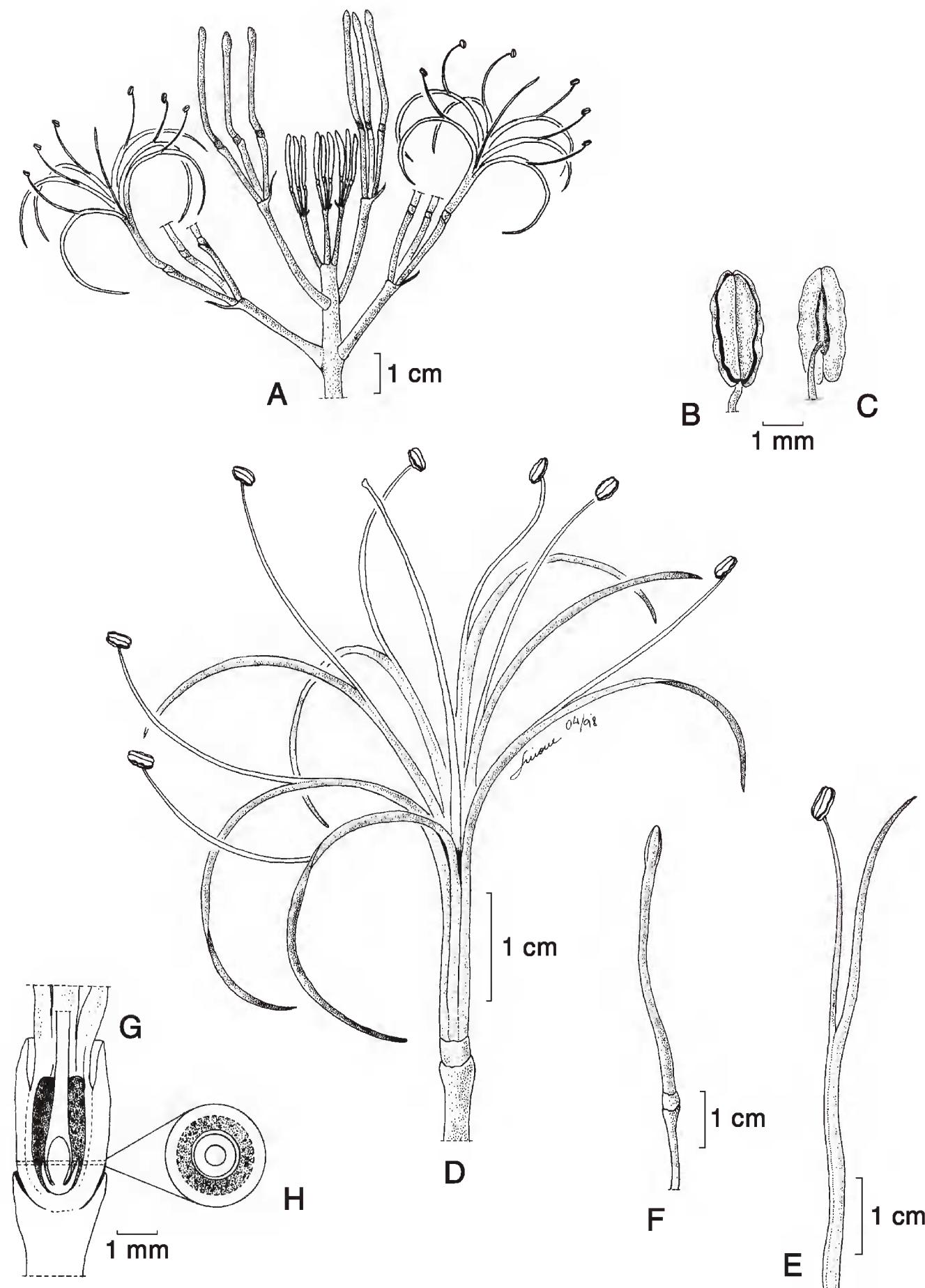
compromete o transporte do pólen, que poderá ser levado em diferentes locais dos corpos dos animais. O transporte do pólen de *P. calyculatus* por lepidópteros, foi feito nos pêlos do corpo e nas escamas das asas, e de *L. camara* na região próxima à probólide. Em *L. camara* a polinização ocorre durante o desenrolar e enrolar da probólide, dentro do tubo corolíneo, que é muito estreito e em *P. calyculatus* durante o pouso desses vetores na corola. A duração da visita dos lepidópteros é breve, ca. de 2 a 3 seg. Os beija-flores que visitaram as flores de *P. calyculatus*, aterrissavam muito rapidamente, demonstrando que “sabiam” como coletar o néctar. As visitas foram rápidas, ca. de 2 seg., sugerindo a possibilidade de que o pólen era transportado nas imediações do bico. Tanto os lepidópteros com os beija-flores percorriam muitas flores de uma mesma inflorescência durante uma viagem de forrageamento e visitavam mais de uma vez as mesmas flores. As flores do primeiro das duas espécies foram visitadas preferencialmente, não tendo sido observada nenhuma preferência por flores do segundo dia.

Tabela 3. Vetores de polinização em *Lantana camara* e *Psittacanthus calyculatus* (x = polinizadores primários, y = polinizadores secundários).

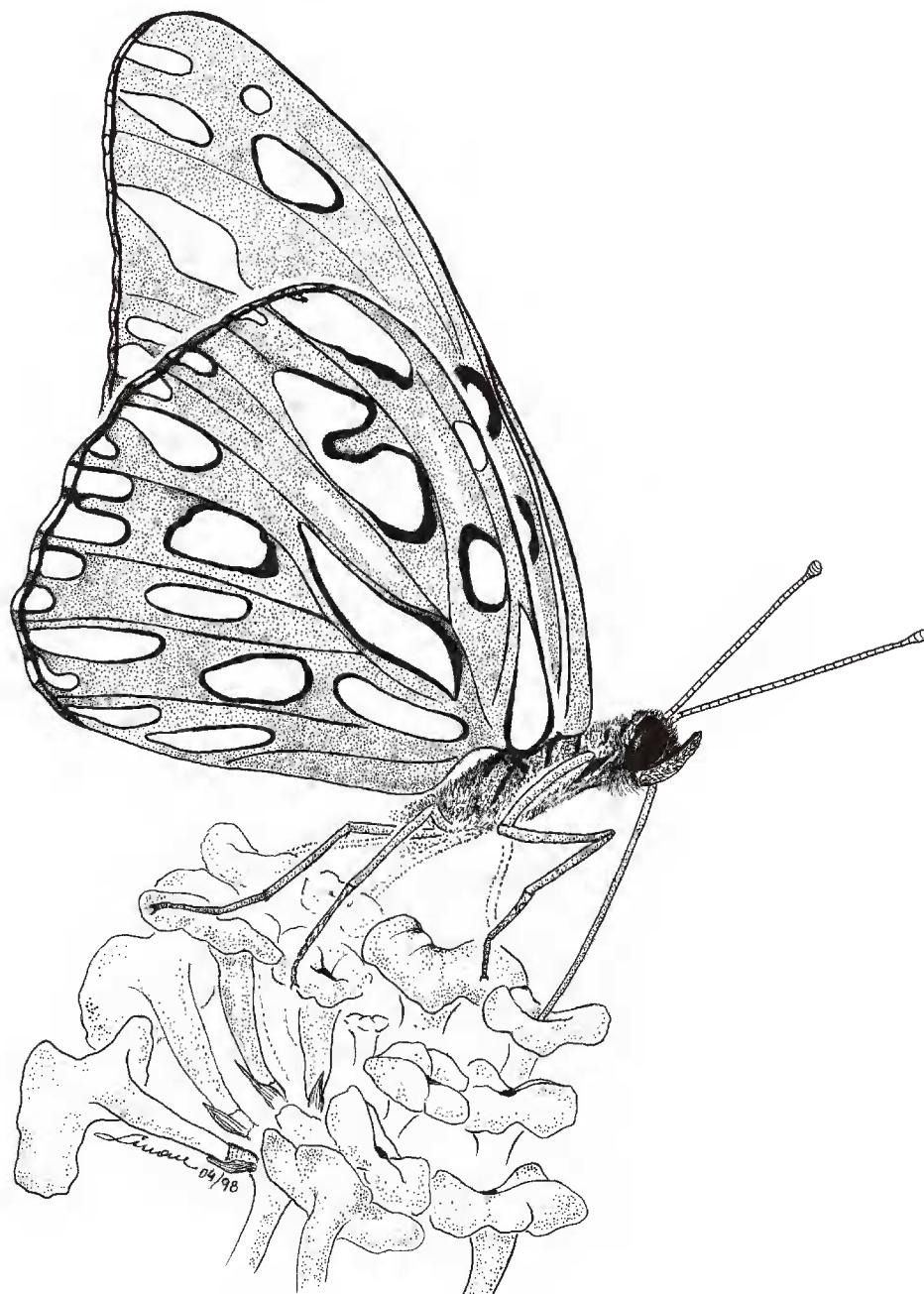
| Vetores de polinização | <i>L. camara</i> | <i>P. calyculatus</i> |
|-------------------------------|------------------|-----------------------|
| Lepidoptera | | |
| Nymphalidae | | |
| <i>Agraulis vanillae</i> | x | y |
| <i>Anartia fatima</i> | x | — |
| <i>A. jatrophae</i> | x | — |
| <i>Dryas iulia cillene</i> | y | y |
| <i>Euptoieta hegesia</i> | y | y |
| <i>E. claudia</i> | y | y |
| <i>Junonia</i> sp. | x | — |
| Papilionidae | | |
| <i>Battus belus</i> | y | y |
| <i>B. polydamus</i> | y | y |
| <i>Heraclides anchisiades</i> | y | y |
| <i>Papilio polyxenes</i> | y | y |
| Pieridae | | |
| <i>Ascia monuste</i> | y | y |
| <i>Phoebis argante</i> | y | y |
| <i>Phoebis</i> sp. | y | y |
| <i>Urbanus</i> sp.1 | y | y |
| <i>Urbanus</i> sp.2 | y | y |
| Passeriformes | | |
| Trochilidae | | |
| <i>Amazilia yucatanensis</i> | — | x |
| <i>A. tzacatl</i> | — | x |



Prancha 1. *Lantana camara*: A. Inflorescência; B. Flor; C. Gineceu; D e E. Ovário em corte longitudinal e transversal; F. Antera; G. Inserção da antera no tubo da corola.



Prancha 2. *Psittacanthus calyculatus*: A. Inflorescência; B e C. Antera; D. Tubo corolíneo; E. Adjunção do estame à pétala; F. Botão floral; G e H. Ovário em corte longitudinal e transversal.



Prancha 3. *Agraulis vanillae* (Nymphalidae) coletando néctar em *Lantana camara*.

Biologia Reprodutiva

Conforme os dados apresentados na Tabela 4, constatou-se que *L. camara* e *P. calycinatus*, são auto-incompatíveis com frutos formados resultantes só de polinização natural. Em *L. camara* foram formados 49.2% de frutos e em *P. calycinatus* 23.3%. Para ambas espécies, do estudo dos pistilos pós-polinizados ao microscópio de fluorescência (24h00, 48h00 e 72h00), constatou-se tubos polínicos sendo bloqueados no estigma e na porção superior do estilete em *L. camara*. Em *P. calycinatus* foram detectados tubos polínicos até na parte apical do ovário. Isto foi confirmado por sinais de engrossamento dos ovários de algumas flores, com aproximadamente uma semana de auto-polinizadas. Em geral, *L. camara* formou de 1 a 13 frutos por inflorescência (média 6.6), sendo que cerca de 40%, estavam sendo danificados por vespas.

Tabela 4. Testes dos sistemas reprodutivos de *Lantana camara* e *Psittacanthus calyculatus*.

| Testes | <i>L. camara</i> | <i>P. calyculatus</i> |
|----------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Autopolinização induzida | n / f / % 21 / - / - | n / f / % 48 / - / - |
| Autopolinização espontânea | 59 / - / - | 67 / - / - |
| Polinização natural | 65 / 32 / 49.2 | 71 / 18 / 25.3 |

DISCUSSÃO

Espécies vegetais co-ocorrentes e pertencentes à famílias diferentes que florescem em sincronia, possivelmente devem competir por polinizadores, como documentado em *Lantana camara* e *Psittacanthus calyculatus*. De acordo com Schemske (1976), se a competição por polinizadores está ligada a coexistência de flores homólogas, esta pode ser prejudicial a capacidade reprodutiva das mesmas. No estudo em questão, a maior semelhança encontrada foi relativa à coloração das flores, que permitiu interpretar esse fato como um esforço conjunto das duas espécies para atrair um maior número de visitantes. Essas semelhanças foram relacionadas à presença de polinizadores secundários que certamente aumentam as chances da transferência do pólen, em ambas espécies. As plantas tornam a floração conspícuia aos polinizadores específicos, diminuindo o gasto de energia e a distância entre as fontes alimentares (Heinrich, 1983). No caso de *L. camara* e *P. calyculatus*, ainda há a considerar a mudança de coloração nas flores, que tornam-se mais escuras a partir do segundo dia. Esse fenômeno foi relacionado ao aumento de atratividade das inflorescências, o que facilitaria a visualização dos polinizadores. Mudanças nas colorações das flores têm sido associadas à maior frequência de polinizadores (e.g. thrips, de acordo com Mathur y Mohan-Ram, 1986), facilitando a orientação e ao mesmo tempo advertindo-os que as flores do segundo dia não têm mais recompensas, aumentando assim a eficiência de polinização e diminuindo o gasto energético dos mesmos (Waser, 1983; Weiss, 1991, 1995), como documentado em *Quisqualis indica* (Eisikowitch y Rotem, 1987), *Lupinus argenteus* (Gori, 1989) e *Combretum fruticosum* (Bernadello et al., 1994). Nesses casos, a permanência das flores mais velhas, foi ainda relacionada ao aumento do tamanho da inflorescência e à segurança da plataforma de pouso. Entretanto, Macarena Arenas (<http://fig.cox.miami.edu/Programs/arenas.htm>), estudando *L. camara*, documentou visitação também em flores mais velhas que tinham mudado de cor. O fato de *L. camara* e *P. calyculatus*, repartirem os mesmos polinizadores secundários, sugere que a similaridade floral entre ambas é importante para manter o interesse dos mesmos, por pelo menos quatro razões: 1) incremento da atratividade; 2) os grãos de pólen são transportados em diferentes locais do corpo dos visitantes florais; 3) ambas as espécies têm um número reduzido de óvulos, e 4) aumento das possibilidades de recombinações genéticas, devido ao aumento das chances de doadores. No caso de polinizadores específicos, *Agraulis vanillae* tem sido reconhecida com polinizador efetivo de *L. camara* (Barrows, 1976; Weiss, 1991) e tem demonstrado preferência por flores amarelas (Weiss, 1995). No entanto, Macarena Arenas constatou que *Apis mellifera* apesar de ter uma probólide curta, conseguiu coletar néctar de *L. camara* que ocorria próximo

a um apiário. Entretanto, a eficiência de polinização por borboletas em *L. camara*, parece não ser tão frequentemente documentada. Mathur e Mohan Ram (1986) identificaram thrips (Thysanoptera) como regular e eficiente polinizador de *L. camara* ocorrente na Índia. Por outro lado a polinização por *Amazilia* spp. tem sido documentada em espécies com síndrome de ornitofilia que apresentam flores tubulosas com coloração vistosa e néctar diluído (Baker y Baker, 1983), semelhantes às de *P. calyculatus*, como em *Heliconia* (Linhart, 1973), em *Combretum* (Bernadello et al., 1994) e em *Palicourea padifolia* (Ree, 1997).

Em cerrados brasileiros, sincronia de floração e estratégias florais semelhantes em espécies simpátricas que são visitadas pelos mesmos vetores, têm sido observado por um dos autores (M. Barros, observ. pessoal) como é o caso de: *Trembleya parviflora* (Melastomataceae) e *Diplusodon virgatus* (Lythraceae) ambas com flores alvas e produtoras de pólen; de *Byrsonima laxiflora* (Malpighiaceae) e *Vochysia pyramidalis* (Vochysiaceae) que têm flores amarelas, e também em *Justicia lanstyakii* (Acanthaceae) e *Stachytarpheta schaueri* (Verbenaceae) que apresentam flores tubulosas e vermelhas com síndrome de ornitofilia. No presente trabalho, também foi documentada convergência de floração em *Chamaecrista chamaecristoides*, *Tecoma stans*, *Stylosanthes* sp., *Pectis satureoides*, *Turnera diffusa* e *T. ulmifolia*, que também apresentam flores amarelas e foram comumente visitadas pelos mesmos lepidópteros de *L. camara* e *P. calyculatus*.

Com relação aos sistemas reprodutivos de *P. calyculatus*, é possível que essa espécie apresente *late acting incompatibility*. Isto é, que os tubos polínicos sejam bloqueados no ovário, como registrado por Seavey y Bawa (1986) para espécies tropicais. Este fenômeno, também foi observado em três espécies de *Erythroxylum* (Barros, 1998) e duas de *Tabebuia* que ocorrem em cerrados brasileiros (Barros, no prelo). Na comunidade estudada, a síndrome de polinização em que *L. camara* e *P. calyculatus* estão envolvidas, desempenha um papel fundamental para a polinização cruzada destas espécies. Para se aprofundar nos estudos das associações florais existentes entre ambas, testes de comparação geográfica, de taxas de visitação, dos eventos de floração e de frutificação e dos sistemas reprodutivos deverão ser realizados.

AGRADECIMENTOS

A primeira autora agradece à Dra. Mónica Palacios-Rios, pela identificação dos lepidópteros, ao Dr. José García-Franco, pela colaboração e ao Dr. Raúl Ortiz-Pulido, pela identificação das aves, todos do Instituto de Ecología, A.C. (Mexico); ao Dr. Tarciso Filgueiras IBGE/Brasil, pela leitura e sugestões ao manuscrito; aos Drs. Maurício Ayala e Paulo César Motta, da Universidade de Brasília (Brasil), pela versão do Resumo para o espanhol e pela identificação dos insetos, ao Carlos Frederico Barros pela preciosa ajuda no campo, ao CNPq/Brasil (process nº 46051696/5-NV) pelo auxílio financeiro e ao Instituto de Ecología, A.C. (902-16), pelo suporte para o desenvolvimento das pesquisas de campo.

LITERATURA CITADA

- Armbruster, W. S. y A. L. Herzig. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 1-6.

- Baker, G. e I. Baker. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C. E. & R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 117-141.
- Barros, M. A. G. 1992. Fenologia de floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52: 343-353.
- Barros, M. A. G. 1996. Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon* (Lythraceae). *Acta Botanica Mexicana* 37: 11-21.
- Barros, M. A. G. 1998. Sistemas reprodutivos e polinização de espécies simpátricas de *Erythroxylum* (Erythroxylaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 22: 159-166.
- Barrows, E. M. 1976. Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). *Biotropica* 8: 132-135.
- Bernadello, L., L. Galetto e I. G. Rodriguez. 1994. Reproductive biology, variability of nectar and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 293-308.
- Castillo, S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica* 7: 551-568.
- Eisikowitch, D. y R. Rotem. 1987. Flower orientation and color change in *Quisqualis indica* and their possible role in pollinator partitioning. *Botanical Gazette* 148: 175-179.
- Fragoso, C., B. Delfosse y P. Moreno-Casasola. 1994. Centro de Investigaciones Costeras de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. 2 pp.
- García-Franco, J. G., V. Rico-Gray y M. Palacios-Rios. 1995. Parasitismo de *Psittacnthus calyculatus* (Loranthaceae) sobre *Beaucarnea gracilis* (Nolinaceae) en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 40: 62-65.
- García-Franco, J. G. y V. Rico-Gray. 1995. Population structure and clonal growth in *Bromelia pinguin* L. (Bromeliaceae) in dry forests of coastal Veracruz, México. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 30: 27-37.
- Gori, D. F. 1989. Floral color change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? *Evolution* 43: 870-881.
- Guerrero, B. 1984. Iventario florístico de la reserva ecológica el Morro de la Mancha. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. 35 pp.
- Henrich, B. 1983. Insect foraging energetics. In: Jones, C. E. & R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 187-214.
- Kellman, M. y N. Roulet. 1990. Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession. *Journal of Ecology* 78: 664-676.
- Linhart, W. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *American Naturalist* 107: 511-523.
- Martin, F. S. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- Mathur, G. y H. Y. Moham-Ram. 1986. Floral biology and pollination of *Lantana camara*. *Phytomorphology* 36: 79-100.
- McDade, L. 1985. Breeding systems of Central American *Aphelandra* (Acanthaceae). *American Journal of Botany* 71: 1515-1521.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de las dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M. L. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha. Ver. I. *Biotica* 7: 577-602.
- Noronha, M. R. P. y G. Gottsberger. 1980. A polinização de *Aspilia floribunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 3: 67-77.

- Oliveira, P. E. y P. E. Gibbs. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species. *Journal of Tropical Ecology* 10: 509-522.
- Ortiz-Pulido, R., H. Gomez de Silva, F. González-García y A. Álvarez. 1995. Avifauna del Centro de Investigaciones Costeras de La Mancha, Veracruz, México. *Acta Zoologica Mexicana* (n. s.) 66: 87-118.
- Ree, R. H. 1997. Pollen flow, fecundity, and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Biotropica* 29: 298-308.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 7: 295-301.
- Saraiva, L., O. César y R. Monteiro. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 11: 71-80.
- Schemske, D. W. 1976. Pollinator specificity in *Lantana camara* L. (var.) *trifolia* (Verbenaceae). *Biotropica* 8: 260-264.
- Schemske, D. W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954.
- Seavey, S. R. y K. S. Bawa. 1986. Late acting self-incompatibility in angiosperms. *Botanical Review* 52: 196-215.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Vogel, S. e I. C. Machado. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting in NE-Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 178: 153-178.
- Waser, N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: Jones, C. E. & R. J. Little (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 277-293.
- Weiss, M. R. 1991. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82: 167-185.
- Weiss, M. R. 1995. Associative colour learning in a nymphalid butterfly. *Ecological Entomology* 20: 298-301.
- Yanagisawa, Y. y G. Gottsberger. 1983. Competição entre *Distinctella elongata* (Bignoniaceae) e *Crotalaria anagyroides* (Fabaceae) com relação às abelhas polinizadoras no cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. *Portuguese Acta Biologica* (A) XVII-17: 149-167.

Recibido en agosto de 1998.
Aceptado en octubre de 2001.